

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO–MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

NOVA OTKRIĆA – DENISOVANSKI

NEW DISCOVERIES – THE DENISOVANS

SEMINARSKI RAD

Doris Karan

Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: prof. dr. sc. Goran Kovačević

Zagreb, 2019.

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. ŠPILJA DENISOVA	2
3. ODNOS PREMA NEANDERTALCIMA I MODERNIM LJUDIMA	4
4. SKELETNI FOSILI	6
4.1. Dokazi denisovanca u regiji Altai	6
4.2. Hibridizacija hominina	7
4.3. Denisovanac Xiahe	7
4.4. Hominin iz špilje Sima de los Huesos	8
5. KULTURA DENISOVANACA	10
6. AREAL, VREMENSKI OKVIR, KLIMA I OKOLIŠ	12
7. ZAKLJUČAK	14
8. LITERATURA	15
9. SAŽETAK	17

1. UVOD

Evolucija čovjeka proces je koji je doveo do nastanka anatomske moderne ljudi. Proces uključuje postupni razvoj različitih osobina poput bipedalizma, encefalizacije i govora. Zadnjih 30 godina znanstvenici ulažu veliki trud u pronalazak svih karika koje nedostaju u evoluciji čovjeka. Najistraženija skupina hominina pripadnici su naše vrste te neandertalci. Ostali hominini slabije su istraženi, zbog nedostatka molekularnog materijala koji bi se mogao sekvencirati, posebice oni hominini koji su na Zemlji bili prisutni prije neandertalca. Degradacija molekularnog materijala povećava se porastom temperature i drugim okolišnim uvjetima poput kiselosti tla. Rani fosilni ostatci potječu iz ekvatorskih i tropskih područja gdje su uvjeti za očuvanje DNA vrlo loši te se o njihovim genomima ne zna mnogo (Krause i sur. 2010.). DNA dobivena iz fosila omogućava njihovo uvrštavanje u određene grupe hominina u nedostatku arheološkog konteksta ili fosila koji pružaju potpuni uvid u morfologiju organizma. Sekvenciranjem nuklearne DNA fosila pronađenih u regiji Altai, otkrivena je nova grupa hominina, sestrinska neandertalcima.

Denisovanci ili hominini iz špilje Denisova izumrla su vrsta ili podvrsta arhaičnih ljudi. Ova grupa još uvijek nema definiran taksonomski status iako se vrlo često spominje kao nova vrsta. Denisovanci su članovi grupe hominina koja je trenutno poznata jedino prema fosilnim fragmenatima kosti koji su analizirani (analiza proteina, radiokarbonsko datiranje i Bayesian model) te genomu koji je sekvenciran. Indirektno su poznati po genima koji su dio genoma određenih današnjih ljudskih populacija. Sveukupni broj pronađenih jedinki koje pripadaju ovoj grupi arhaičnih hominina vrlo je malen i ograničen na samo dvije lokacije: špilja Denisova u Rusiji i špilja Baishiya Karst u Xiahe okrugu u Kini. Jedinke se razlikuju po starosti, od nekoliko desetaka tisuća do nekoliko stotina tisuća godina. Korak naprijed u istraživanju ove grupe hominina otkriće je novog fosilnog ostatka, na Tibetanskoj visoravni pronađen je dio donje vilice koji je identificiran kao dio čeljusti denisovanca.

Nuklearni genom fosila sugerira da denisovanci dijele zajedničko porijeklo s neandertalcima te su im sličniji nego modernim ljudima. Genom jednog od fosila ukazuje na križanje između denisovanaca i neandertalaca, a genomi nekih današnjih populacija (npr. populacije Oceanije i Tibetanske visoravni) na križanje denisovanaca i modernih ljudi. Prema Sankararaman i sur. (2016.) denisovanci su zaslužni za 5% genoma kod nekih ljudi. Denisovanci i neandertalci su se odvojili od linije koja je rezultirala razvojem modernih ljudi, a međusobno su se odvojili prije 473 - 445 tisuća godina (Chen i sur. 2019.)

2. ŠPILJA DENISOVA

Špilja Denisova (Slika 1) smještena je na jugu Sibira, geografske regije koja čini veći dio sjeverne Azije odnosno azijski dio Rusije. Dio je planina Altai i od velikog je paleoarheološkog interesa. Sve je započelo 2008. godine arheološkim istraživanjem i od tada plijeni pozornost. U špilji su otkriveni fosilni ostatci koji ne pripadaju niti jednoj poznatoj grupi hominina (Slika 2). Na temelju naziva špilje, dobili su naziv denisovanci.

Regija Altai u Sibiru tijekom pleistocena bila je naseljena barem dvjema grupama arhaičnih hominina – denisovancima i neandertalcima. Špilja Denisova sadrži stratificirane nanose koji su sačuvali skeletne i genske dokaze obiju grupa hominina, artefakte načinjene od kamena i drugih materijala, kao i različite životinjske i biljne fosile. Tijekom iskopavanja, osim raznih artefakata te biljnih i životinjskih fosilnih ostataka, pronađeni su ostatci 8 hominina – 4 denisovanca, 3 neandertalca te 1 potomak neandertalca i denisovanca. Stratigrafija špilje upućuje na činjenicu kako su denisovanci živjeli sinkrono i simpatrički s neandertalcima i modernim ljudima.



Slika 1. Ulaz u špilju Denisova (Jacobs i sur. 2019.)



Slika 2. Ljudski fosilni ostatci iz špilje Denisova

Crvena oznaka obilježava denisovanske kosti, a plava oznaka neandertalske kosti.

Denisova 11 je prikazana crvenom i plavom oznakom. **a, b**, Denisova 2, okluzijski (**a**) i lingualni (**b**) pogled. **c**, Denisova 3, proksimalni pogled. **d, e**, Denisova 4, mezijalni (**d**) i okluzijski (**e**) pogled. **f**, Denisova 8, okluzijski pogled. **g**, Denisova 9, palmarni pogled. **j**, Denisova 15. **k**, Denisova 11.

(Prilagođeno prema Douka i sur. 2019.)

3. ODNOS PREMA NEANDERTALCIMA I MODERNIM LJUDIMA

Najvažnije pitanje o denisovancima je jesu li oni vanjska grupa neandertalcima i modernim ljudima, njihova sestrinska grupa ili samo podvrsta jedne od tih dviju vrsta.

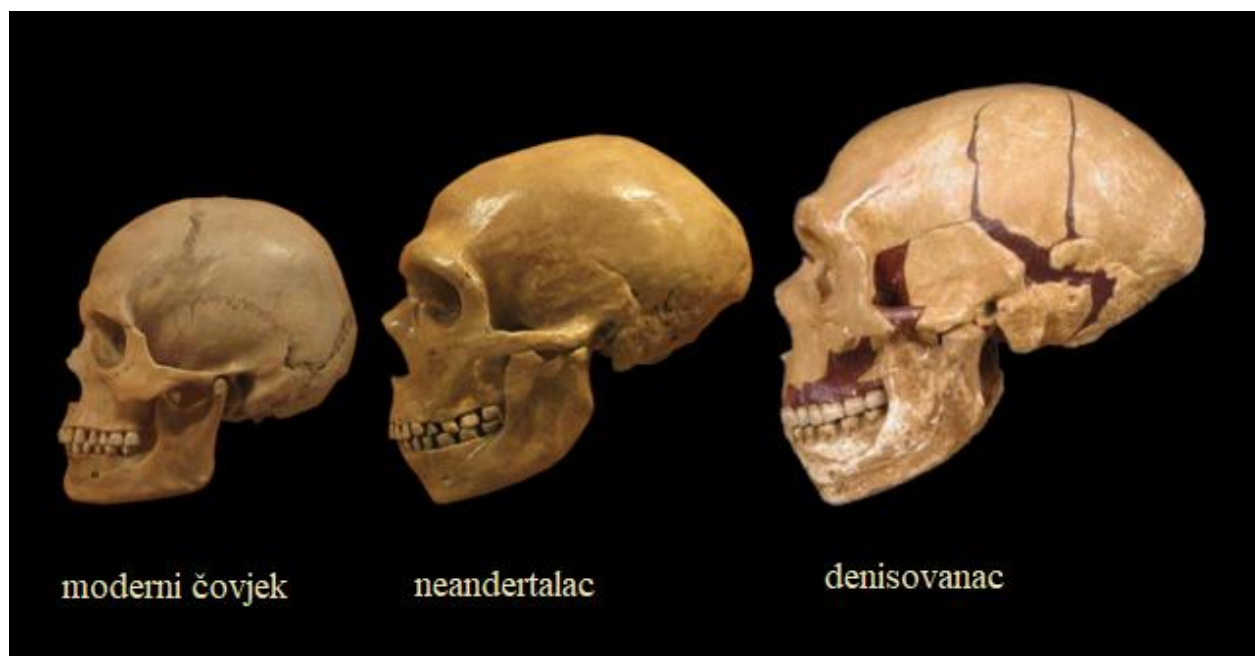
Slična je prosječna divergencija nuklearnog genoma denisovanaca te neandertalaca od genoma modernih ljudi. Moguće objašnjenje ovakvih rezultata je u tvrdnji kako denisovanci i neandertalci potječu od zajedničkog pretka koji se ranije odvojio od pretka današnjih modernih ljudi. Takav scenarij upućuje na veću srodnost neandertalaca i denisovanaca (Reich i sur. 2010.). Denisovanci i neandertalci su sličniji međusobno nego što je bilo koja od tih dviju grupa slična modernim ljudima. Procijenjeno je da je njihov zajednički predak živio prije 640 000 godina. S obzirom na tu sličnost, sa sigurnošću je potvrđeno da denisovanci nisu podvrsta modernih ljudi. Iako nema dokaza za direktni tok gena od denisovanaca prema modernim ljudima, moguće je da su se denisovanci miješali s predcima današnjih ljudi iz nekih dijelova Starog svijeta.

Analiza genoma nekih današnjih populacija pokazala je prisutnost određene količine denisovanskog porijekla. Oko 2,5% genoma neafričkih populacija potječe od neandertalaca, a 4,8% genoma Melanezijaca potječe od denisovanaca (Reich i sur. 2010.). Dva su vala križanja, odnosno primjese denisovanaca u genomu modernih ljudi. Jedno križanje dogodilo se s populacijom koja je srodna denisovancima Altai i ti geni su primarno prisutni kod istočnih Azijata. Drugo križanje bilo je s populacijom srodstveno udaljenijom od denisovanaca Altai i ti geni su primarno prisutni kod Papuanaca i južnih Azijata (Browning i sur. 2018.). Prema Sawyer i sur. (2015.) denisovanci su doprinijeli 5% DNA genomu današnjih ljudi s prostora Oceanije te 0,2% genomu američkih domorodaca i kopnenih Azijata. Prema Malaspinas i sur. (2016.) križanje denisovanaca i Australaca/Papuanaca dogodilo se prije 44 000 godina.

Tri su mogućnosti kako su se primitivne karakteristike (dentalna morfologija i mtDNA) zadržale u denisovanaca, a izgubile u neandertalaca i modernih ljudi. Prva opcija jest da su se karakteristike zadržale u denisovanaca, a izgubile u modernih ljudi i neandertalaca. Druga opcija jest da su te karakteristike ušle u populaciju denisovanaca protokom gena od nekog još udaljenijeg hominina. Treća opcija jest reverzna evolucija, međutim ona ne objašnjava arhaičnu mtDNA. Denisovanci nisu značajno doprinijeli genomu današnjih ljudi na području Euroazije kao što neandertalci jesu (Reich i sur. 2010.).

Malo se zna o anatomiji denisovanaca budući da su svi fosilni fragmenti nedovoljni za anatomsku rekonstrukciju. Sve pronađene kosti znatno su šire i robustnije nego u modernih ljudi

te malo robustnije nego u neandertalaca. Zbog toga se smatra da su sami denisovanci bili robustniji u odnosu na spomenute grupe hominina (Slika 3).



Slika 3. Usporedba lubanja modernog čovjeka, neandertalca i denisovanca (Prilagođeno prema <http://www.gizemligercekler.com/wp-content/uploads/2017/12/denisovan.png>)

4. SKELETNI FOSILI

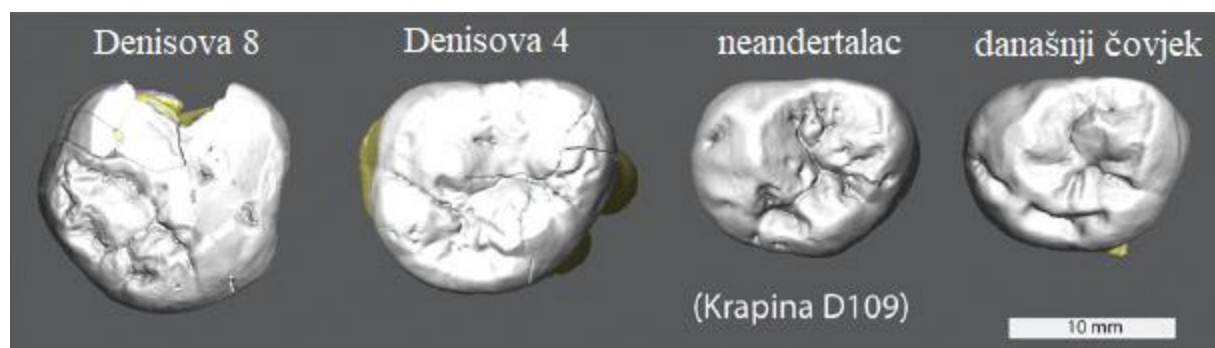
4.1. Dokazi denisovanaca u regiji Altai

Prvi od nekoliko pronađenih skeletnih ostataka u špilji Denisova jest kost prsta (*phalanx distalia*) koja je pripadala arhaičnom homininu jedinke Denisova 3. Ekstrakcijom DNA te sekvenciranjem otkriveno je da ta jedinka pripada grupi koja dijeli zajedničko porijeklo s neandertalcima. Prst je očuvan u temperaturnim uvjetima nalik permafrostu. Moguće je da je ubrzano sušenje tkiva nakon smrti spriječilo degradaciju DNA endogenim enzimima kao i mikrobnim rast. Mala količina neandertalskog genoma prisutna je u genomu jedinke Denisova 3, prvom identificiranom denisovanskom čovjeku. Ti podaci upućuju na mogućnost da su se dvije vrste (neandertanci i denisovanci) u prošlosti križale.

U špilji je pronađen i zub čiji je mitohondrijski genom sličan onome kosti prsta. Taj zub ne dijeli morfološke karakteristike s neandertalcima niti modernim ljudima, što ukazuje na mogućnost da se evolucijska povijest denisovanaca razlikuje od one neandertalaca i modernih ljudi. Zub i prst potječu od različitih jedinki iz iste populacije hominina. Pronađeni zub je gornji kutnjak (Denisova 4). Kruna je trapezoidna, distalno se snažno sužava, s ispupčenom bukalnom i oralnom površinom što zubu daje napuhani izgled. Korijen zuba je kratak i robustan. Zub je velik i morfološki usporediv sa zubom australopiteka koji je živio prije 2-3 milijuna godina, odnosno zubima vrsta *Homo erectus* i *Homo habilis*. DNA zuba ukazuje da su denisovanci jednako udaljenih od modernih ljudi i od kasnih neandertalaca. Primitivne karakteristike zuba sugeriraju da su se denisovanci odvojili od neandertalaca prije nego što postoje dokumentirani dentalni ostatci neandertalaca, ali se ne može niti isključiti mogućnost da je primitivna dentalna građa posljedica reverzne evolucije (Reich i sur. 2010.).

Osim kutnjaka koji pripada jedinki Denisova 4, pronađen je još jedan kutnjak, jedinke Denisova 8 (Sawyer i sur. 2015). Kutnjak jedinke Denisova 8 veći je od kutnjaka jedinke Denisova 4, pa samim time još različitiji od zubi modernih ljudi i neandertalaca.

Treći pronađeni kutnjak pripada jedinki Denisova 2. To je mliječni zub ženke denisovanskog porijekla. Ovaj fosil je najstariji pronađeni fosil denisovanaca. To je donji, drugi, mliječni kutnjak. Zub je vrlo istrošen. U odnosu na moderne ljude i neandertalce razlikuje su u cervikalnom meziodistalnom i bukojezičnom promjeru koji su znatno veći (Slon i sur. 2017.) (Slika 4).



Slika 4. Okluzijska površina kutnjaka Denisova 4 i Denisova 8 te trećeg kutnjaka neandertalca i današnjeg čovjeka (Sawyer i sur. 2015.)

4.2. Hibridizacija hominina

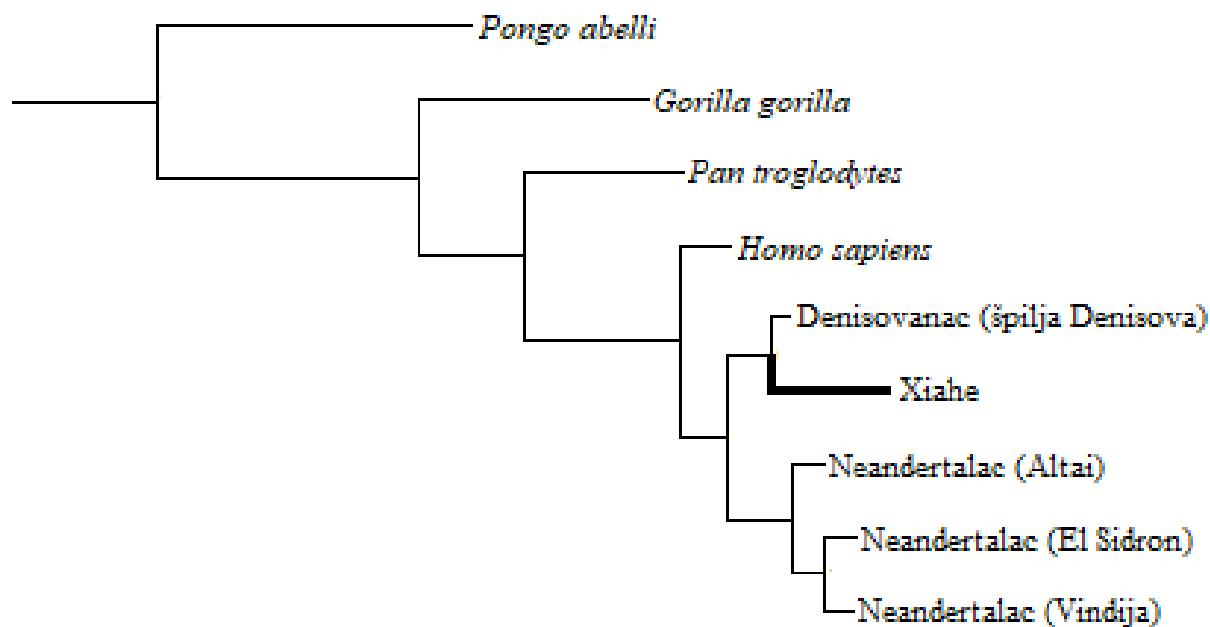
U špilji je pronađen fragment kosti te je analizama utvrđeno da je jedinka Denisova 11 direktni potomak dviju vrsta hominina. Denisova 11, popularno nazvana Denny kći je denisovanskog muškarca i neandertalske žene. Utvrđeno je da je u vrijeme smrti imala 13 godina. Neandertalskom genomu odgovara 38,6% alela DNA fragmenata Denny i 42,3% DNA fragmenata nosi alele koji odgovaraju denisovanskom genomu. Obje arhaične grupe približno su jednako doprinijele genomu Denny što znači da je Denny izravni potomak dviju grupa. Postoji mogućnost da je pripadala populaciji s miješanim neandertalskim i denisovanskim porijeklom.

Unazad 300 – 600 generacija denisovanski otac imao je jednog neandertalskog pretka u svojoj genealogiji koji nije pripadao istoj populaciji iz koje je došla majka jedinke Denisova 11. Neandertalska majka je iz populacije koja je srodnija neandertalcima iz Vindije nego neandertalcima Altai. (Slon i sur. 2018.).

4.3. Denisovanac Xiahe

Donja čeljust (*mandibula*) pronađena u špilji Baishiya Karst u Kini poznata je pod nazivom vilica Xiahe. Ovaj fosil daje uvid u postojanje denisovanaca izvan regije Altai te u dentalnu morfologiju te grupe hominina. U donjoj vilici nije sačuvana DNA, ali su paleoproteomičkim analizama otkriveni endogeni antički proteini u uzorku dentina. Na temelju tih analiza, vilic Xiahe dodijeljenja je populaciji hominina, blisko srodnoj denisovancima iz špilje Denisova. Donja vilica je primitivne morfologije koja je karakteristična za hominine srednjeg pleistocena. Ostatak vilice

rekonstruiran je kao zrcalna slika. Iz rekonstrukcije jasno je vidljivo da jedinka nije imala razvijen obradak. Karakteristika velike denticije najbolje povezuje ovaj fosil s fragmentiranim fosilima iz špilje Denisova (Chen i sur. 2019.) (Slika 5).



Slika 5. Filogenetička pozicija proteoma denisovanaca Xiahe
(Prilagođeno prema Chen i sur. 2019.)

4.4. Hominin iz špilje Sima de los Huesos

DNA sakupljena iz 400 000 godina stare kosti natkoljenice iz Španjolske pokazala je povezanost sa denisovancima. mtDNA smjestila je ovu jedinku bliže denisovancima nego neandertalcima na filogenetičkom stablu. Ovi dokazi ne govore da su hominini iz špilje Sima de los Huesos srodniji denisovancima, nego samo govori o porijeklu majke ove jedinke. Nekoliko je mogućih objašnjenja za takve rezultate. Osnivačka populacija mogla je nastati na području Euroazije i upravo ova populacija iz Španjolske mogla je biti dio nje. Osnivačka populacija se potom podijelila na dvije grupe – neandertalce i denisovance. Mitohondrijska sekvenca se prenosi isključivo ženskom linijom i moguće je da se kod neandertalaca izgubila. Druga mogućnost

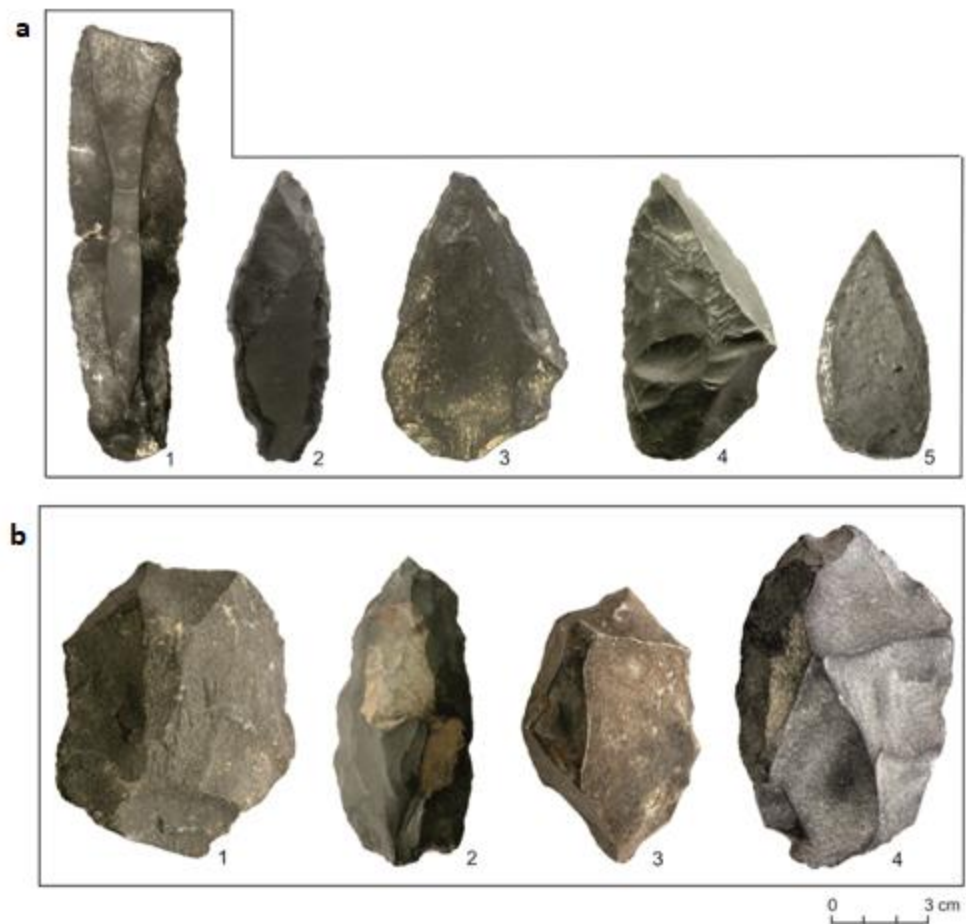
križanje populacije starijih hominina *Homo antecessor* s populacijom koja je ancestralna denisovancima i homininima iz špilje Sima de los Huesos (Callaway, 2013.).

5. KULTURA DENISOVANACA

U špilji Denisova pronađeni su kameni alati iz srednjeg paleolitika. Takve sofisticirane tehnike izrade kamenog oruđa poznate su kao tehnika pripremljene jezgre koja je omogućila stvaranje kvalitetnijih krhotina. Strugala prevladavaju među alatima pronađenima u špilji. U špilji su pronađene i igle za graviranje (dubila) te alati slični dlijetu (Slika 6). Litika čini veći dio pronađenog oruđa. Osim litike, pronađena je bogata kolekcija alata i ukrasa načinjenih od kosti i zubi životinja, bjelokosti i dragog kamenja. Možemo zaključiti da su denisovanci imali vrlo dobro znanje o tehnologijama obrade kamena te su ukrasi bili dio njihove kulture (Jacobs i sur. 2019.). Sloj u kojem je pronađen prst koji pripada jedinki Denisova 3, također je sadržavao male kamene oštrice i nakit od uglačanog kamena tipične za gornji paleolitik koji se povezuje s modernim ljudima. Nedavnim iskopavanjima otkriveni su paleolitički kameni artefakti i životinjske kosti s tragovima oštrica u špilji Baishiya Karst.

Privjesci i narukvica koji su pronađeni u špilji Denisova relativno su mladog postanka u odnosu na denisovance. Četiri privjeska su stara 40 000 – 50 000 godina. Napravljeni su od zubi losa i crvenog jelena. Predstavljaju najraniju pojavu takvih objekata u sjevernoj Euroaziji. Fragment narukvice star je 30 000 – 50 000 godina. S obzirom na sofisticirane metode kojima je napravljena, nije sigurno tko ju je napravio. Takve metode izrade, kojima je narukvica napravljena karakteristične su za moderne ljude, međutim u špilji dosada nisu pronađeni fosili modernih ljudi.

Činjenica kako su svi fosilni ostatci pronađeni u špiljama, predstavlja mogućnost da su na neki način pokapali svoje mrtve.

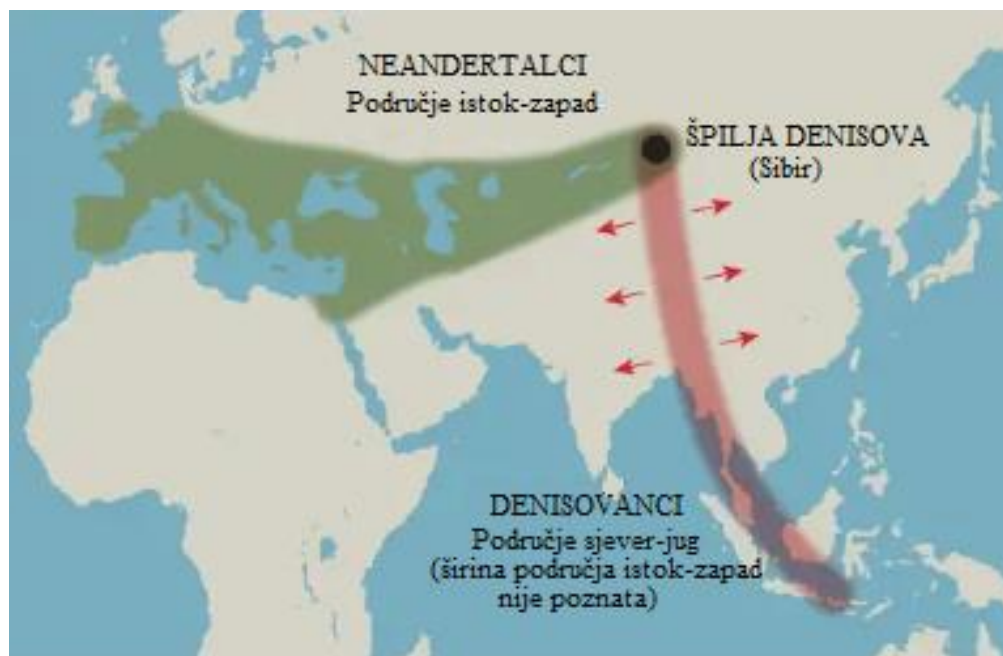


Slika 6. Paleolitski artefakti iz glavne, istočne i južne odaje špilje Denisova
a, artefakti srednjeg srednjeg paleolitika. 1, oštrica; 2 i 5, musterijenski šiljak; 3, levaloaški šiljak;
i 4, strugač. b, artefakti ranog srednjeg paleolitika. 1, jezgra; 2 i 4, strugači; 3, nazubljeni alat
(Prilagođeno prema Jacobs i sur. 2019.)

6. AREAL, VREMENSKI OKVIR, KLIMA I OKOLIŠ

Zanimljivo je pitanje koliko su denisovanci bili rašireni. Smatra se da su nakon napuštanja Afrike denisovanci nastanili srednju Aziju odakle su se širili na istočne dijelove Azije te Australiju. Vjerojatno je da u živjeli u istočnoj Aziji u vrijeme kada su neandertalci bili prisutni u Europi i zapadnoj Aziji. Njihova genetska ostavština prisutna je u nekim azijskim, australskim i melazijskim populacijama što upućuje da su jednom davno bili široko rasprostranjeni.

Denisovanci su zauzimali ogromno područje koje se prostiralo od hladnog Sibira pa sve do vlažnih tropskih šuma Indonezije. Raznolikost okoliša pokazuje visoku razinu prilagodljivosti za koju se prethodno mislilo da je jedinstvena za moderne ljude. Postoji razlika u ponašanju denisovanaca u odnosu na neandertalce koja im je omogućila iskorištavanje šireg raspona okoliša (<https://www.newscientist.com/article/mg21128323-200-the-vast-asian-realm-of-the-lost-humans/>) (Slika 7).



Slika 7. Područje rasprostranjenosti neandertalaca i denisovanaca
(Prilagođeno prema <https://www.newscientist.com/article/mg21128323-200-the-vast-asian-realm-of-the-lost-humans/>)

Hominini su naseljavali špilju Denisova od sredine srednjeg pleistocena. Najstariji fosil iz špilje kutnjak je jedinke Denisova 2 sa starošću 287 ± 41 ka. Pomoću DNA određena je starost još četiri fosila koja pripadaju denisovancima – Denisova 8 (217 – 185 ka), Denisova 11 (150 – 118 ka), Denisova 3 (69 – 48 ka) i Denisova 4 (47 ± 8 ka) (Jacobs i sur. 2019.).

Na temelju artefakata identificirane su 4 faze tijekom pleistocena za vrijeme kojih je špilja bila naseljena: rani srednji paleolitik, srednji srednji paleolitik, početni gornji paleolitik i gornji paleolitik. Zapisi ljudske povijesti u špilji protežu se kroz nekoliko ciklusa glacijacije i interglacijacije tijekom pleistocena. Najstariji kameni artefakti i fosili denisovanaca ukazuju kako su hominini obitavali u špilji prije 300 000 godina. Skeletni i genetički ostatci denisovanaca iz mlađih sedimenata u špilji impliciraju njihovu prisutnost u špilji sve do prije 55 000 godina, ako ne i kasnije. Datiranjem karbonatnog matriksa pričvršćenog s donje strane vilice, otkriveno je kako je vilica Xiahe pronađena u Kini stara više od 160 000 godina. Ova jedinka mlađa je od dva od pet fosilnih nalaza denisovanaca pronađenih u špilji Denisova. Dakle, raspon za denisovance je oko 300 – 50 ka.

Klimatski uvjeti bili su slični današnjoj umjerenoj kontinentalnoj klimi (srednja temperatura izvan špilje u siječnju je -16°C , a u srpnju 18°C). Klima je oscilirala između umjereno hladne klime, u kojoj su dominirale šume smreke, te hladne i suhe klime u kojoj su dominirale zajednice tundre i stepe.

Na temelju detaljnih palinoloških analiza rekonstruiran je slijed klimatskih, floralnih promjena koje su se događale tijekom naizmjeničnih hladnih i relativno toplih faza. U ranom srednjem pleistocenu, tijekom interglacijala, flora uključuje stepe, šume-stepe i šumske zajednice s četinastim i širokolisnim drvećem i brezom. Od drveća to su orah, grab i lipa. U okolišu špilje Denisova klimatske i fitocenotičke karakteristike interglacijala i hladnih epoha srednjeg i gornjeg pleistocena bile su drugačije. Tijekom hladnih perioda vlažnost se povećava i tamne četinaste šume se šire. Tijekom interglacijala klima je bila relativno suha (aridna), šumske i šuma–stepske vegetacije bile su bogate brezama i borovima (Bolikhovskaya i sur. 2014.).

7. ZAKLJUČAK

Denisovanci su nedavno otkrivena grupa hominina srodna neandertalcima i modernim ljudima. Živjeli su na području sjeverne i jugoistočne Azije prije 300 000 tisuća godina. Problem predstavlja mala količina pronađenih fosila od kojih su svi skeletni fragmenti. Neki od njih nisu imali očuvanu nuklearnu DNA te su istraživanja tih fosila obavljena isključivo na mitohondrijskoj DNA.

Denisovanci su bili prisutni istodobno s i neandertalcima, s kojima su se mogli križati što dokazuje jedan fosilni nalaz. Može se samo prema dobivenim činjenicama pretpostavljati o životu i izgledu denisovanaca dok se ne pronađu dokazi koji bi potvrdili ili opovrgnuli te pretpostavke. Na temelju srodnosti s neandertalcima smatra se da su izgledom bili slični, odnosno da su denisovanci imali neke 'primitivnije' morfološke karakteristike nego neandertalci. Pronađeni artefakti pružaju uvid u kulturu denisovanaca i njihove sposobnosti obrade materijala. Bez obzira na njihov taksonomski status, neki autori upućuju na mogućnost da su denisovanci su u maloj mjeri doprinijeli genomima nekih današnjih populacija poput onih s prostora Oceanije.

Ovi pronalasci i istraživanja su tek su uvod u priču o denisovancima. Potrebno je puno više dokaza i istraživanja da bi sa sigurnošću mogli dati zaključak i svrstati ovu grupu u neku određenu taksonomsku kategoriju.

8. LITERATURA

- Bolikhovskaya, N. S., & Shunkov, M. V. (2014). Pleistocene environments of northwestern Altai: Vegetation and climate. *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*, **42**(2), 2-17.
- Browning, S. R., Browning, B. L., Zhou, Y., Tucci, S., & Akey, J. M. (2018). Analysis of human sequence data reveals two pulses of archaic Denisovan admixture. *Cell*, **173**(1), 53-61.
- Chen, F., Welker, F., Shen, C. C., Bailey, S. E., Bergmann, I., Davis, S., ... & Yu, T. L. (2019). A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature*, **569**(7756), 409.
- Callaway, E. (2013). Hominin DNA baffles experts. *Nature News*, **504**(7478), 16.
- Douka, K., Slon, V., Jacobs, Z., Ramsey, C. B., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P., ... & Comeskey, D. (2019). Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova Cave. *Nature*, **565**(7741), 640.
- Jacobs, Z., Li, B., Shunkov, M. V., Kozlikin, M. B., Bolikhovskaya, N. S., Agadjanian, A. K., ... & Roberts, R. G. (2019). Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia. *Nature*, **565**(7741), 594.
- Krause, J., Fu, Q., Good, J. M., Viola, B., Shunkov, M. V., Derevianko, A. P., & Pääbo, S. (2010). The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. *Nature*, **464**(7290), 894.
- Malaspinas, A. S., Westaway, M. C., Muller, C., Sousa, V. C., Lao, O., Alves, I., ... & Heupink, T. H. (2016). A genomic history of Aboriginal Australia. *Nature*, **538**(7624), 207.
- Reich, D., Green, R. E., Kircher, M., Krause, J., Patterson, N., Durand, E. Y., ... & Maricic, T. (2010). Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*, **468**(7327), 1053.
- Sankararaman, S., Mallick, S., Patterson, N., & Reich, D. (2016). The combined landscape of Denisovan and Neanderthal ancestry in present-day humans. *Current Biology*, **26**(9), 1241-1247.

Sawyer, S., Renaud, G., Viola, B., Hublin, J. J., Gansauge, M. T., Shunkov, M. V., ... & Pääbo, S. (2015). Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**(51), 15696-15700.

Slon, V., Viola, B., Renaud, G., Gansauge, M. T., Benazzi, S., Sawyer, S., ... & Prüfer, K. (2017). A fourth Denisovan individual. *Science advances*, **3**(7), e1700186.

Slon, V., Mafessoni, F., Vernot, B., de Filippo, C., Grote, S., Viola, B., ... & Douka, K. (2018). The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature*, **561**(7721), 113.

<http://www.gizemligercekler.com/wp-content/uploads/2017/12/denisovan.png>

<https://www.newscientist.com/article/mg21128323-200-the-vast-asian-realm-of-the-lost-humans/>

9. SAŽETAK

Denisovanci su grupa hominina srodna neandertalcima te njihova taksonomska kategorija nije službeno određena. Bili su rasprostranjeni od Sibira do jugoistočne Azije prije otprilike 300 000 godina pa sve do prije 50 000 godina kada su izumrli. Fosilni ostatci ove grupe pronađeni su na dva lokaliteta: u špilji Denisova i špilji Baishiya Karst. Pronađeni su fragmenti skeleta 5 denisovanaca te izravnog potomka denisovanca i neandertalca, a pronađeni artefakti ukazuju na dobro poznavanje obrade kamena. Analizama mitohondrijske i nuklearne DNA utvrđen je njihov odnos s drugim homininima, točnije neandertalcima i modernim ljudima. Srodniji su neandertalcima nego modernim ljudima, ali se smatra da su dovoljno različiti od neandertalaca da bi ih se moglo proglasiti zasebnom vrstom. Analiza genoma nekih današnjih populacija pokazala je prisutnost određene količine denisovanskog porijekla.

9. SUMMARY

Denisovans are a group of hominins related to Neanderthals and their taxonomic category is not officially determined. They were spread from Siberia to Southeast Asia since approximately 300 000 years ago until 50 000 years ago when they became extinct. Fossil remains from this group have been found in two locations: Denisova cave and Baishiya Karst cave. Skeletal fragments of 5 Denisovans, and of Denisovan and Neanderthal offspring were found, and the found artifact indicated a good knowledge of stone processing. Analysis of mitochondrial and nuclear DNA established their relation to other hominin groups, specifically to Neanderthals and modern humans. They are more related to Neanderthals than to modern humans but it is considered that they are different enough to be declared a separate species. By analyzing genome of some modern populations, it was proven that certain parts of those genome are of Denisovan origin.